A PROPOS DE LA PHYLOGÉNIE DES TERMITIDES

par J. Desneux.

Une opinion toute nouvelle quant à l'origine et la position systématique des Termites a été récemment émise par A. Handlirsch (1) : ces animaux considérés généralement comme voisins des Embides et formant avec ces derniers un ordre d'Isoptères ayant des rapports avec les Orthoptères (Blattides), mais plus archaïques que ces derniers, n'auraient en réalité aucune relation de parenté avec les Embides et seraient beaucoup moins primitifs qu'on ne l'admet habituellement, car ils dériveraient phylogénétiquement des Blattides.

Ayant été amené par mes études sur les Termitides, à une conclusion analogue, au moins en ce qui concerne leur origine, je veux à mon tour aborder en quelques mots la question que je me crois à même de préciser.

Que les Blattes soient voisines des Termites, c'est une chose évidente et admise depuis longtemps : dès 1856, Hagen (2) insistait énergiquement sur les rapports existant entre ces 2 groupes d'animaux. Quoique ses arguments ne fussent pas tous de réelle valeur, — certaines de ses appréciations sont même tout à fait fausses, — on doit reconnaître qu'il avait déjà compris les grandes analogies que présentent ces Insectes; et bien qu'à cette époque il ne fût pas question de phylogénie, on dirait presque que Hagen avait entrevu une parenté entre les formes primitives de Termites (Termopsis) et les Blattes : « Von besonderem Interesse ist dass gerade das Flügelgeäder der untergegangenen (3) Gattung Termopsis dem Geäder der Blatten viel näher steht als das der übrigen Termiten. » (Loc. cit., p. 305.)

Actuellement, au point de vue phylogénétique, il y a donc simplement divergence de vues au sujet de l'ancienneté relative de ces 2 groupes : les Termites sont-ils plus primitifs que les Blattes? ou au contraire, comme le prétend Handlirsch, les Termites descendent-ils des Blattes?

En somme, le principal caractère considéré comme essentiellement primitif chez les Termites se trouve dans la structure alaire. Les ailes de ces Insectes sont en effet considérées comme presque complètement homonomes, tant au point de vue de la forme que

(1) Zur Phylogenie der Hexapoden. Sitzungsber. Kais. Akad. Wissensch. Wien., Bd. CXII, 1903, et Zool. Anzeiger, XXVII, 1904, p. 733 et suiv.

(2) « Monographie der Termiten. » Linnaea Entomologica, X, pp. 229-301.

(3) Hagen ne connut que plus tard une espèce de ce genre encore vivante (*T. angusticollis* Hag.).

de la nervation. Dans un récent travail, G. Enderlein (1) disait : « Die Vorder- und Hinterflügel der Isopteren (Termitidæ + Embidæ) stimmen in Form, Grösse und Geäder mit sehr geringen Abweichungen überein. Das Geäder ist bei Embiiden und Termitiden, *besonders aber bei Termitiden als äusserst primitiv zu bezeichnen.* »

Or, les ailes des Blattides correspondent certainement à un type très évolué; de sorte que si réellement l'aile des Termites était extrêmement primitive, il y aurait impossibilité de faire dériver ces derniers des Blattes, et Enderlein aurait raison, à ce point de vue, quand il les considère comme plus anciens.

C. Börner (2), sans examiner la question dans son texte, semble être du même avis; son tableau et son schéma de classification permettent en tous cas de le croire.

A cette affirmation d'Enderlein, Handlirsch en oppose une toute contraire : « Der Termitenflügel ist ein Blattidenflügel mit sehr stark reduziertem Analfeld und die Homonomie eine sekundäre. »

Pour moi, l'étude quelque peu attentive des ailes de certaines espèces convenablement choisies, impose cette conclusion; néanmoins on pourrait peut-être encore discuter ce *seul* fait — car il n'y a absolument aucun autre caractère des Termites qu'on ne puisse *en toute certitude* faire dériver de ceux des Blattides — mais il existe une espèce qui tranche la question de façon inattendue et que n'ont évidemment pas examinée ceux qui se sont occupés de la question. Cet Insecte n'est pas nouveau : il s'agit du *Mastotermes darwiniensis* Froggatt, du Nord de l'Australie, décrit depuis 1896 (3). Malheureusement la description — quoique longue — n'en révèle pas les caractères les plus remarquables; aussi comprend-on qu'il ait pu passer inaperçu.

Grâce à l'amabilité de l'auteur, j'ai pu étudier ce Termitide : c'est une forme extrêmement intéressante et qui modifie sensiblement la définition de la famille par deux caractères très importants :

1° Mastotermes darwiniensis *a 5 articles aux tarses.*

2° *Les ailes se rattachent, par leur nervation, typiquement à celles des Blattes; les 2 paires présentant un champ anal bien distinct, petit et limité par un sillon arqué dans l'aile antérieure, très développé et replié au repos dans l'aile postérieure.*

Mastotermes est donc manifestement intermédiaire entre les Termitides et les Blattides.

Examinons maintenant un peu en détail la morphologie de cette espèce, en soulignant les caractères primitifs qu'elle présente.

(1) Über die Morphologie, etc. der Corrodentien. Zool. Anzeiger, XXVI, 1903, pp. 423-437.

(2) Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anzeiger, XXVII, 1904, pp. 511-533.

(3) Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1896, p. 519, pl. XXXV, f. 3-3*a*.

C'est un grand Termite brun foncé, de 17 mill. environ de longueur.

La tête est grande, arrondie, rétrécie antérieurement, à surface supérieure plane. *Elle ne présente pas de fontanelle.* Les yeux sont grands, arrondis et à fines facettes; les ocelles en sont très rapprochés. *Les antennes sont longues et de 30 articles,* qui, à partir du 2e, sont petits et arrondis.

L'épistome n'est nullement proéminent; le labre, subquadrangulaire, est plus large que long, arrondi antérieurement. Les mandibules sont courtes et larges; de même que les autres pièces de la bouche, elles sont du type blattide, comme du reste chez tous les Termites.

Fig. 1. *Mastotermes darwiniensis.* Tibia et tarse de la 2e paire.

Le prothorax est grand, plus large que la tête, à bord antérieur concave.

Les pattes sont assez courtes, à fémurs élargis; *les tibias portent sur les côtés quelques fortes épines,* et 4 à l'apex.

Les tarses ont 5 articles distincts (1) (fig. 1), le 1er est subcylindrique, les 2 suivants sont plus courts, élargis et étirés du côté interne, mais très raccourcis du côté externe, le 4e est plus allongé et embrasse la base du 5e qui est plus long que les 4 précédents réunis et *porte un petit pulville* entre ses deux crochets à base élargie.

La structure des ailes est absolument caractéristique. L'aile antérieure (fig. 2) est allongée et étroite; *la partie cornée basilaire (l'écaille) est considérable* et atteint presque l'extrémité du métathorax; elle se sépare de la partie membraneuse suivant une ligne fortement convexe. La sous-costale est extrêmement réduite, elle est visible à la face inférieure de l'écaille. Le radius et son secteur forment un ensemble très important, présentant des branches obliques et parallèles au nombre de 8, dont les 7 premières se bifurquent vers leur extrémité et atteignent le bord costal.

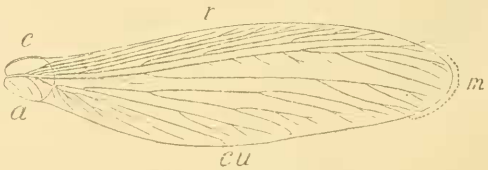

Fig. 2. *Mastotermes darwiniensis* (aile antérieure).

c. Costale.
r. Groupe des branches radiales.
m. Branches de la médiane.
cu. Branches du cubitus.
a. Champ anal.

(1) Le genre *Termopsis* (Heer) Hag. présente une structure analogue, mais très réduite : du côté interne, le tarse offre 5 articles, dont le 2e est encore distinct du 1er; du côté externe, 4 seulement sont visibles, le 2e ne s'y distinguant plus du tout du 1er. J'ai constaté ce fait d'abord chez *T. Wroughtoni* Desn. de l'Inde. La chose se présente également chez *T. angusticollis* Hag., mais personne ne l'a jamais signalée.

La médiane et le cubitus ont sur l'écaille une origine commune; la première est très proche du radius et se prolonge parallèlement à lui, elle se bifurque une première fois vers son premier tiers.

Le cubitus se bifurque au sortir de l'écaille, et de nombreuses branches le rattachent au bord inférieur de l'aile.

Le champ anal, très petit, est totalement relégué sur l'écaille; *le sillon arqué limitant le champ anal, si caractéristique des Blattes, reste bien distinct;* on trouve des traces bien nettes de nervures anales.

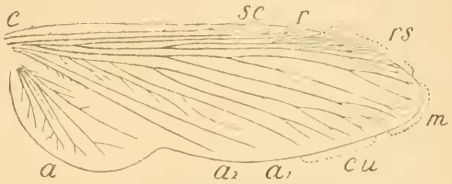

Fig. 3. *Mastotermes darwiniensis* (aile postérieure).

c. Costale.
sc. Sous-costale.
r. Radius.
rs Branches du secteur du radius.
m. Branches de la médiane.
cu. Branches du cubitus.
a 1. 1re anale.
a 2. 2e anale.
a. Champ anal.

L'aile postérieure (fig. 3) *diffère beaucoup de l'antérieure, par la forme et la nervation.* Elle est un peu plus courte, mais sensiblement plus large que cette dernière; sa base est constituée par une très petite écaille. La sous-costale atteint au delà du milieu du bord costal, vers lequel elle envoie quelques nervules.

Le radius, très proéminent, est long et simple, et se prolonge parallèlement à la sous-costale; le secteur du radius se divise en 2 branches dont l'inférieure se bifurque plusieurs fois. La médiane se détache du secteur du radius et présente 3 bifurcations principales. Le cubitus est plus oblique et moins ramifié que son homologue antérieur, et le champ anal est ici incomparablement plus développé : la 1re anale est longue, mais faible, très oblique et non ramifiée; la 2e anale est forte et offre inférieurement, dans sa première moitié, quelques branches secondaires très courtes; puis vient *un lobe membraneux occupé par la 3e anale et ses ramifications,* qui n'en atteignent pas le bord. *Ce lobe est nettement séparé du reste de l'aile* par une profonde échancrure et se replie suivant une ligne fictive entre la 2e et la 3e anale.

Dans les 2 paires d'ailes, une réticulation très fine et irrégulière occupe l'espace entre la plupart des nervures, sauf dans la moitié antérieure du groupe des nervures radiales. L'abdomen, élargi en arrière, porte 2 courts cerci qui ne paraissent pas avoir plus de 5 articles.

Il est clair que les ailes que nous venons d'examiner sont bien loin d'être homonomes; et ceci est une preuve irréfutable (1) de ce

(1) C'est certainement une preuve *irréfutable*, car *Mastotermes* est, par tout le reste de son organisation — sauf les cerci qui sont moins réduits chez *Termopsis* — *le plus primitif de tous les Termites connus.*

que *l'homonomie plus ou moins complète des ailes de la plupart des Termites n'est absolument pas primitive, mais est, au contraire, le résultat d'une très grande spécialisation.*

Je partage donc absolument l'opinion de mon savant collègue Handlirsch, quant à l'origine des Termitides, et je suis heureux d'avoir pu la confirmer.

Mastotermes est déjà « trop Termite » pour qu'il soit possible de le rattacher plus particulièrement à telle ou telle forme de Blattide; néanmoins, la très grande réduction de la sous-costale de l'aile antérieure l'éloigne des Palæoblattides, chez lesquels cette nervure est toujours très importante, le rapprochant plutôt de certaines Blattes actuelles (1).

La présence de 5 articles distincts aux tarses et la conformation des ailes éloignent cette forme des autres Termitides au point qu'il est nécessaire de la placer dans une sous-famille distincte que je propose d'appeler *Mastotermitinæ*.

En ce qui concerne les Embides, n'ayant pas à ma disposition des matériaux me permettant d'étudier ce groupe, je ne puis insister sur la question. Toutefois je ferai remarquer que si les ailes des Embides sont réellement d'un type très primitif — ce que, je crois, personne ne conteste — *ce seul fait suffit maintenant à les éloigner totalement des Termites.*

Il me reste maintenant, d'après les rapports des différents genres de Termites entre eux, à essayer d'esquisser un groupement naturel de cette famille.

Hagen, dans sa monographie de 1858, vu l'insuffisance de ses matériaux, se contenta de placer à la suite l'un de l'autre ses quelques genres sans insister sur leurs relations. Après lui, nous devons arriver jusqu'en 1896, où Froggatt essaya le premier un groupement générique.

Se basant *uniquement* sur la nervation alaire, il avait créé quelques coupes nouvelles, et avait subdivisé la famille en 4 sous-familles : Calotermitinæ, Rhinotermitinæ, Glyptotermitinæ et Termitinæ.

Ce groupement, purement artificiel, était en partie très défectueux : parti d'un seul caractère, Froggatt en était fatalement venu à réunir des formes très hétérogènes, et à séparer au contraire des formes en réalité très voisines.

1° *Mastotermes*, placé dans les Calotermitinæ, doit former une sous-famille distincte.

2° Les *Glyptotermitinæ* n'existent scientifiquement pas : c'est un groupe artificiel composé de 2 genres totalement distincts. Le

(1) Je ne veux évidemment pas dire par là qu'il y ait parenté directe entre des Blattes actuelles et le Termite en question; je constate simplement des analogies.

premier, *Glyptotermes* Frogg., doit être réuni aux Calotermitinæ, et est même synonyme de *Calotermes* Hag. : c'est en effet simplement un *Calotermes* à nervation alaire réduite, le radius ayant perdu ses branches secondaires vers la costale. Cet unique caractère n'a absolument pas de valeur générique ni sous-générique; on y arrive par des transitions, et il existe même une espèce (*Calotermes borneensis* Hav.) dont le radius, généralement simple, présente chez certains individus des branches secondaires (teste Haviland).

Le 2e genre de cette « sous-famille », *Heterotermes* Frogg., n'a aucun rapport avec le 1er, pas même par la nervation alaire; il n'y a aucune raison qui puisse le faire exclure des Termitinæ, et, à mon avis, c'est tout au plus un sous-genre de *Termes*, auquel se rattache peut-être *T. tenuis* Hag.

3° Les *Rhinotermitinæ* constituent un groupe naturel, mais n'ont pas la valeur d'une sous-famille.

Froggatt leur a vu avec raison des affinités avec *Calotermes;* néanmoins, ils doivent être réunis aux Termitinæ, où ils forment une tribu bien nette.

4° Les formes placées par Froggatt dans les *Termitinæ* doivent y rester, mais sont à réunir dans un seul genre *Termes* (L.) Hag.

Plus récemment, Silvestri (1) a adopté une division en Calotermitinæ et Termitinæ; mais je dois faire remarquer que les *principaux* caractères par lesquels il distingue ces deux groupements sont inexacts, car ils ne s'appliquent qu'à une partie des formes qui constituent ceux-ci.

En effet : 1° Ni *Hodotermes*, ni *Porotermes*, ni *Stolotermes* n'ont de *pulville* entre les crochets des tarses, et ce sont cependant des Calotermitinæ. (Silvestri les y place lui-même!)

2° *Hodotermes* a une caste spéciale d'*ouvriers*, parfaitement différenciée.

3° *Hodotermes* et *Stolotermes* ont les *écailles* des ailes antérieures petites, n'atteignant même pas la base des postérieures.

4° Certains *Calotermes* ont le *radius* simple.

La classification suivante me paraît résumer de façon beaucoup plus satisfaisante les affinités naturelles des Termites.

Ordre **ISOPTERA** Comstock.

Une seule famille **Termitidæ** (Latreille).

Caractères connus, mais la structure alaire est à modifier suivant *Mastotermes;* et il faut ajouter : tarses de 5-4 articles et cerci de 8-2 articles.

Nous distinguerons 3 sous-familles.

(1) Redia, I, 1903, p. 16.

I. Sous-famille MASTOTERMITINÆ m.

Imago : Tarses de 5 articles distincts, avec un pulville. Antennes de 30 articles. Épistome non proéminent. Front sans fontanelle (1). Prothorax grand, arqué, plus large que la tête. Écailles des ailes antérieures considérables, atteignant presque l'extrémité du métathorax. Sous-costale très réduite dans l'aile antérieure, développée dans l'aile postérieure. Radius fortement ramifié. Champ anal très réduit dans l'aile antérieure, limité par un sillon arqué bien distinct; très développé dans l'aile postérieure sous forme de lobe membraneux distinct, replié au repos. Cerci de 5 articles.

Les autres castes sont inconnues.

Un seul genre, *Mastotermes* Frogg., du Nord de l'Australie.

II. Sous-famille CALOTERMITINÆ (Froggatt).

Imago : Tarses de 4 articles distincts — parfois rudimentairement de 5, le 2e étant très réduit et seulement partiellement distinct du 1er *(Termopsis)* — avec ou sans pulville. Antennes ayant au plus 27 articles (32 chez l'ouvrier). Épistome non proéminent. Front sans fontanelle. Sous-costale persistant souvent dans les 2 paires d'ailes.

Le radius est typiquement ramifié, mais peut, chez certains *Calotermes*, se réduire à une nervure simple. Champ anal extrêmement réduit dans les 2 paires d'ailes; une seule nervure anale subsiste parfois dans l'aile postérieure. Cerci de 8 à 2 articles.

L'abdomen de la ♀ fécondée n'enfle jamais considérablement.

Le Soldat possède en principe des yeux à facettes, en général petits, et qui peuvent être rudimentaires. Les mandibules sont toujours robustes et présentent de fortes dents sur leur bord interne.

Une caste spéciale d'Ouvriers manque dans certains cas.

Il y a lieu d'y distinguer 2 tribus :

1. **Hodotermitini** m., comprenant les genres *Hodotermes* Hag., *Porotermes* Hag. et *Stolotermes* Hag. Cet ensemble est caractérisé, chez l'Imago, par la réduction des ocelles qui sont tout au plus visibles sous la forme de taches non proéminentes, par la réduction des écailles antérieures et la perte du pulville.

Le prothorax est de forme différente dans les 3 genres, mais il est toujours court et n'est jamais plus large que la tête. Le radius est toujours ramifié. Cerci de 5-3-2 articles.

(1) J'entends par « fontanelle » l'organe central en arrière des ocelles — la « Fontanelle » de Hagen ou « fenestra » de Haviland — qui se trouve chez les Termites supérieurs. Cet organe est souvent pris pour un 3e ocelle avec lequel il n'a, en réalité, rien de commun.

Le Soldat a des yeux à facettes, souvent bien développés, pigmentés et proéminents.

Une caste spéciale d'Ouvriers existe au moins dans le genre *Hodotermes*.

2. **Calotermitini** m., comprenant le genre *Calotermes* Hag., qui a conservé les ocelles et, en principe, le pulville. Les antennes ont au plus 20 articles. Le prothorax est toujours grand et concave antérieurement, souvent plus large que la tête. Les écailles des ailes antérieures sont typiquement considérables, mais se réduisent plus au moins dans les formes supérieures; de même le radius, ramifié en principe, peut se réduire à une nervure simple; dans ce dernier cas, la médiane est forte, non ramifiée et se prolonge parallèlement au radius à une très petite distance de celui-ci. Les cerci sont petits, de 2 articles.

Le Soldat a les yeux à facettes réduits, rarement pigmentés, et non proéminents.

Il n'y a pas de caste spéciale d'Ouvriers.

Il n'est guère possible de dire que l'un de ces 2 groupes soit plus primitif que l'autre; tous deux présentent des formes archaïques à des points de vue divers et des formes évoluées dans des sens différents.

Quant au genre *Termopsis* Heer, je ne puis me prononcer actuellement, en toute certitude, à son sujet. J'hésite à peine cependant à le rattacher au groupe Hodotermes avec lequel il a d'indubitables rapports, mais peut-être y a-t-il lieu d'en faire une tribu distincte? En tous cas, c'est, après *Mastotermes*, le genre le plus primitif de la famille; les cerci sont même les plus archaïques chez *T. Wroughtoni* Desn., où ils ont 8-7 articles.

III. Sous-famille TERMITINÆ (Froggatt.)

Tarses de 4 articles, toujours sans pulville. Antennes ayant au plus 22 articles. Épistome presque toujours proéminent. Front présentant presque toujours une fontanelle. Les écailles des ailes antérieures recouvrent rarement une partie des postérieures. Radius toujours simple et rapproché de la costale. La médiane manque exceptionnellement. Cerci de 3 à 2 articles.

L'abdomen de la ♀ fécondée atteint des proportions énormes.

Les Soldats sont très variables, ils sont toujours aveugles et n'ont que rarement les mandibules dentées.

Il existe toujours une caste spéciale d'Ouvriers.

On y distingue aisément 2 tribus :

1. **Rhinotermitini** m., genres *Rhinotermes* Hag. et *Arrhinotermes* Wsm. Antennes de 22 à 20 articles. Épistome très proéminent et

souvent étiré antérieurement. Front présentant toujours une petite ouverture médiane. Prothorax grand, oblong. Les écailles des ailes antérieures sont beaucoup plus grandes que celles des postérieures, qu'elles recouvrent en partie. Souvent il existe quelques nervules transverses dans la partie apicale du champ compris entre le radius et la costale.

Les SOLDATS *(Rhinotermes)* ont les mandibules dentées, le labre très développé et une petite ouverture frontale. La plupart des espèces en possèdent 2 formes, une grande et une petite, bien distinctes.

2. **Termitini** m., comprenant le grand genre *Termes* (1). Antennes de 21 articles au plus. Front avec une fontanelle, en général. Prothorax de forme très variée, rarement un peu plus large que la tête. Les écailles des ailes antérieures sont de grandeur très variable, mais n'atteignent ou ne recouvrent la base des postérieures que très rarement.

Les SOLDATS présentent les modifications les plus diverses. Les mandibules ne sont que rarement dentées; elles peuvent être rudimentaires, la tête étant alors prolongée en un rostre conique.

De ces 2 groupes, le premier est à coup sûr primitif : ses affinités avec les *Calotermitini* sont évidentes.

Je résume cette classification dans le tableau ci-dessous, qui, de bas en haut, va des formes inférieures aux supérieures, phylogéniquement parlant.

Termitidæ	*Termitinæ*	TERMITINI (Termes).	
		RHINOTERMITINI (Rhinotermes + Arrhinotermes).	
	Calotermitinæ	CALOTERMITINI	HODOTERMITINI
		Calotermes.	Hodotermes + Porotermes + Stolotermes.
			TERMOPSIS.
	Mastotermitinæ	MASTOTERMES.	

TROIS TERMITES NOUVEAUX

Calotermes Wagneri n. sp.

SOLDAT : Longueur totale (mandibules comprises), 15 mill.; longueur de la tête avec les mandibules, 7 mill.

(1) Je me suis expliqué, page 151 de ces mêmes *Annales*, quant au sens dans lequel il faut prendre actuellement ce genre.